QUANTITATIVE ZUSAMMENSETZUNG DES GEHIRNS DER MITTELEUROPÄISCHEN FLEDERMÄUSE (RHINOLOPHIDAE UND VESPERTILIONIDAE)[1]

von

LEO SIGMUND & ANNA ZAJÍCOVÁ

Wirbeltierabteilung der Naturwissenschaftlichen Fakultät, Karlsuniversität, Praha, Č.S.S.R.

A. EINLEITUNG

Die bisherigen Volumenmessungen an Hirnstrukturen verschiedener Wirbeltiere haben gezeigt, dass das Gehirn als komplexes Organ nicht nur Aussagen über bestimmte Funktionssysteme und Lebensweise ermöglicht, sondern mit gewisser Vorsicht auch über die Evolutionshöhe der betreffenden Art beziehungsweise Verwandschaftsgruppe (Familie) informieren kann.

Die Ordnung Chiroptera umfasst hoch spezialisierte Arten, die auf der anderen Seite noch relativ primitive Merkmale ihrer terrestrischen Vorfahren (Insectivora) besitzen. Es war deswegen nicht uninteressant aus diesen Gesichtspunkten zu untersuchen, wie sich Spezialisation und Evolution im Hirnbau der Fledermäuse abspiegeln können. Diese Versuche haben bei Fledermäusen als erste Stephan & Pirlot (in Druck) angefangen. Sie haben insgesamt 18 Arten der 5 in der Ernährung verschieden spezialisierten Fledermausgruppen untersucht und festgestellt, dass die insektenfressenden Microchiroptera (*Rhinolophus*) der Neocortikalisation nach, an der Basis und die blutsäugenden Desmodontidae (*Desmodus*) an der Spitze der Rangskala stehen. Dabei wurden die Arten *Myotis myotis, M. nattereri, Rhinolophus hipposideros, Hipposideros bicolor, Aselia tridens* und *Chaerophon leucostigma* in die Gruppe der "basalen Chiroptera" zusammengefast, da sie im Vergleich zu gleich grossen "basalen Insectivora" (dazu siehe Stephan, 1967) den kleinsten Neocortex besitzen. Da Stephan & Pirlot (in Druck) nur eine Art der Familie Rhinolophidae und 2 Arten der Familie Vespertilionidae untersuchen konnten und beide Familien relativ sehr kleine (*Rhinolophus hipposideros* und *Pipistrellus pipistrellus*) und relativ sehr grosse (*Rhinolophus ferrumequinum* und *Myotis myotis*) Arten umfassen, haben wir an umfangreicherem Material geprüft, ob die verschieden grossen Vertreter beider Familien im Hirnbau einheitlich sind oder ob sich Proportionsverschiebungen feststellen lassen, die man funktionel oder phylogenetisch interpretieren könnte.

B. MATERIAL UND METHODE

Es wurden folgende Arten untersucht:

Fam. Rhinolophidae: *Rhinolophus hipposideros* und *Rh. ferrumequinum.*

Fam. Vespertilionidae: *Myotis myotis, M. oxygnathus, M. bechsteini, M. daubentoni, M. emarginatus. M. nattereri, M. mystacinus, Eptesicus nilssoni, E. serotinus* und *Pipistrellus pipistrellus.*

Alle Tiere wurden während der Winterperiode der Jahre 1968 bis 1970 gesammelt. Die Gehirne wurden in einer Thiopental-Narkose per Herz und Gefässystem mit physiologischer Lösung durchgespüllt und mit 10 % Neutral-Formol fixiert. Nach der Fixierung wurden die abgetrennten Köpfe in 4 % Formol aufbewahrt. Die innerhalb 4 Wochen herauspräparierten Gehirne wurden nach der üblichen Paraffin-Methode weiter bearbeitet, in Serien mit 15 μ Schnittdicke zerlegt und mit Cresylechtviolet gefärbt. Für Volumenmessungen wurde jeder 10. Schnitt nach der von Stephan (1967) entwickelten volumetrischen Methode ausgewertet. Mit dieser zeitraubender Methode wurde vorläufig nur 1 Gehirn pro Art bearbeitet.

C. ERGEBNISSE

1. Die Relation Körpergewicht-Hirngewicht

Um den Körpergrösseneinfluss auf die Hirngrösse beim Vergleich mit anderen Säugetiergruppen

[1]) Mit Unterstützung der Alexander von Humboldt-Stiftung, Bad Godesberg, B.R. Deutschland.

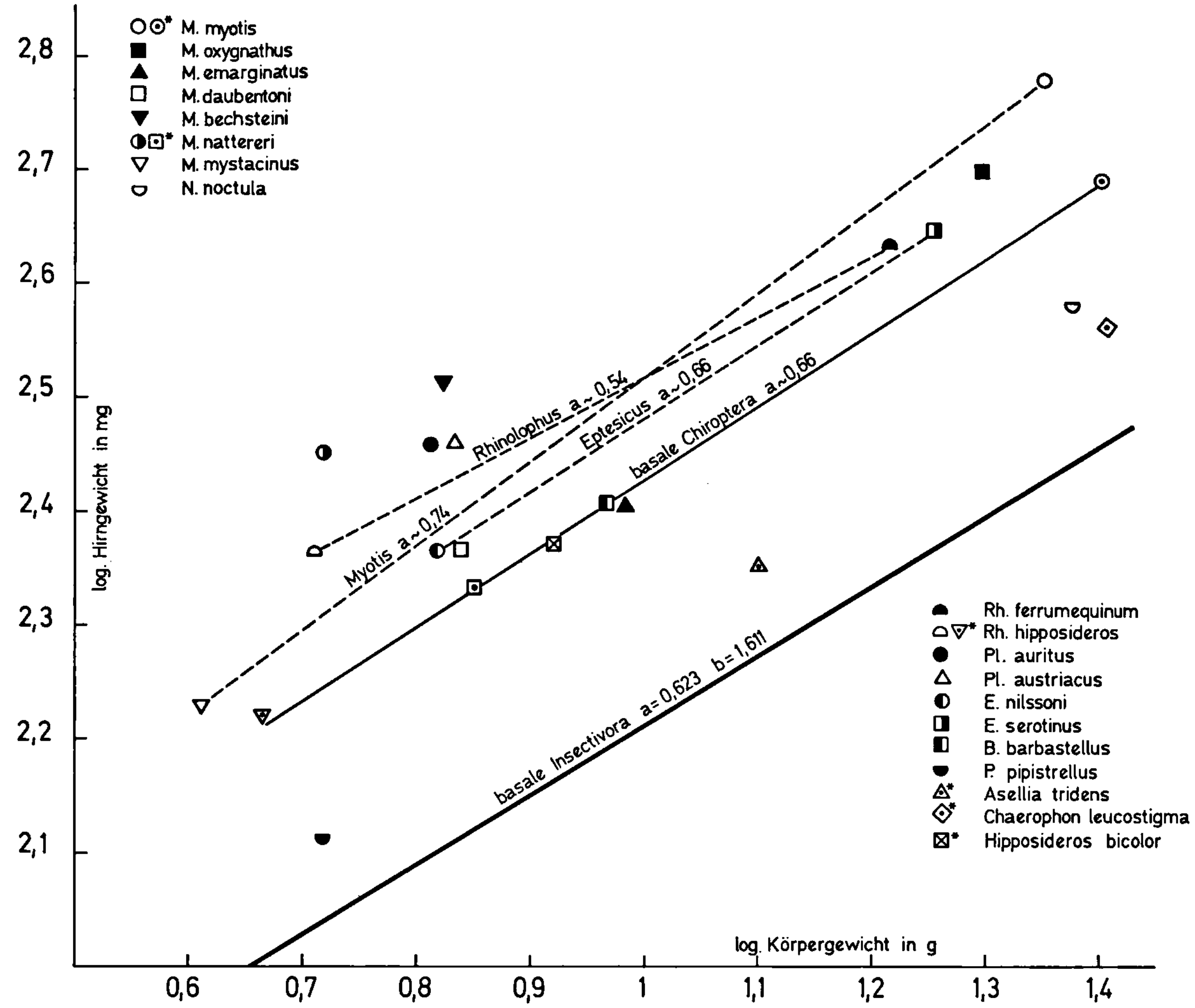


Abb. 1. Hirn - Körpergewichtsbeziehung der 16 untersuchten Arten der Fam. Rhinolophidae und Vespertilliodae. Doppeltlogarithmische Darstellung. Die mit einem Sternchen (*) versehenen Symbole sind basiert auf Werten an Stephan & Pirlot (im Druck) entnommen.

auszuschliessen, haben wir zuerst die Relation Körpergewicht/Hirngewicht geprüft. Aus der Abb. 1 ist zu entnehmen, dass aus dem uns zur Verfügung stehendem Material vorläufig keine Rückschlüsse auf enge Korrelation zwischen Hirngewicht und Körpergewicht gemacht werden können und das die von uns bearbeiteten Gehirne meistens schwerer, als die von Stephan & Pirlot (in Druck) gesammelten Gehirne der "basalen Chiroptera" sind. Die grosse Streuung unserer Werte ist auf das sehr labile Körpergewicht und nicht auf das Hirngewicht der Fledermäuse zurückzuführen. Krzanowski (1961) konnte bei winterschlafenden Fledermäusen eine Gewichtsabnahme bis um 50% feststellen. Eine Korrektur der Körpergewichte auf Grund einer grösseren Serie von Sommer- und Wintergewichtsangaben, wird für zukünftige, zwischenartliche Vergleiche an Hirnstrukturen unbedingt nötig sein.

Dagegen haben wir keine Literaturangaben über Hirnabnahme bei winterschlafenden Fledermäusen gefunden. Da Eisentraut (1956) beim Murmeltier während des Winterschlafes eine Gehirnabnahme nur um 0,07 % angibt, haben wir analog angenommen, dass dies sehr wahrscheinlich auch für das Nervensystem der Fledermäuse gelten wird.

Die "Richtungslinien", mit denen wir die kleinsten mit den grössten verwandten Arten zusammengefügt haben, zeigen, dass der allgemeine Trend der negativen Allometrie der Gehirngrösse auch bei unserem Material beibehalten ist. Beson-

ders die "Richtungslinien" der Gattung *Myotis* und *Eptesicus* stimmen mit den nach Stephan & Pirlot (in Druck) konstruierten Allometriegeraden der "basalen Chiroptera" (0,66) und "basalen Insectivora" (0,623) recht gut überein. Da ähnliche Relationen auch bei anderen Säugetiergruppen festgestellt wurden (Stephan & Bauchot, 1965; Röhrs, 1966; Sigmund, 1968), scheint die Beziehung Körpergewicht/Hirngewicht, die sich in nahe verwandten Grössenreihen wie Volumen zu Fläche verhält, allgemeine Gültigkeit zu haben. Zu beachten ist nur die kleinste Art *Pipistrellus pipistrellus,* die ganz bei Seite, nicht weit von den basalen Insektivoren steht.

2. Quantitative Zusammensetzung der Gehirne

Um den Vergleich der Absolutwerte mit den Ergebnissen von Stephan & Pirlot (in Druck) zu ermöglichen, haben wir die Fig. 2 konstruiert, in der die Untersuchten Strukturen auf die Grösse der entsprechenden Strukturen von gleich grossen "basalen Insektivoren" bezogen wurden ("basale Insektivora" = 100 %). Dabei wurden nur die Gattungen als Einheiten eingetragen (*Myotis* — Durchschnitt 7 Arten; *Eptesicus* und *Rhinolophus* — Durchschnitt je 2 Arten). Die Fig. 2 belehrt, dass die untersuchten Arten der quantitativen Zusammensetzung des Gehirns nach sich nicht einheitlich verhalten. Bei phylogenetischen Vergleichen wird die grösste Deutung dem Neocortex zugewiesen, der als Träger höherer Integrationszentren gilt. Den grössten Neocortex haben wir bei der Gattung *Myotis* (243 %) gefunden. Es folgt mit 192 % die Gattung *Rhinolophus* und *Eptesicus* (172 %). Überraschend niedrig ist da-

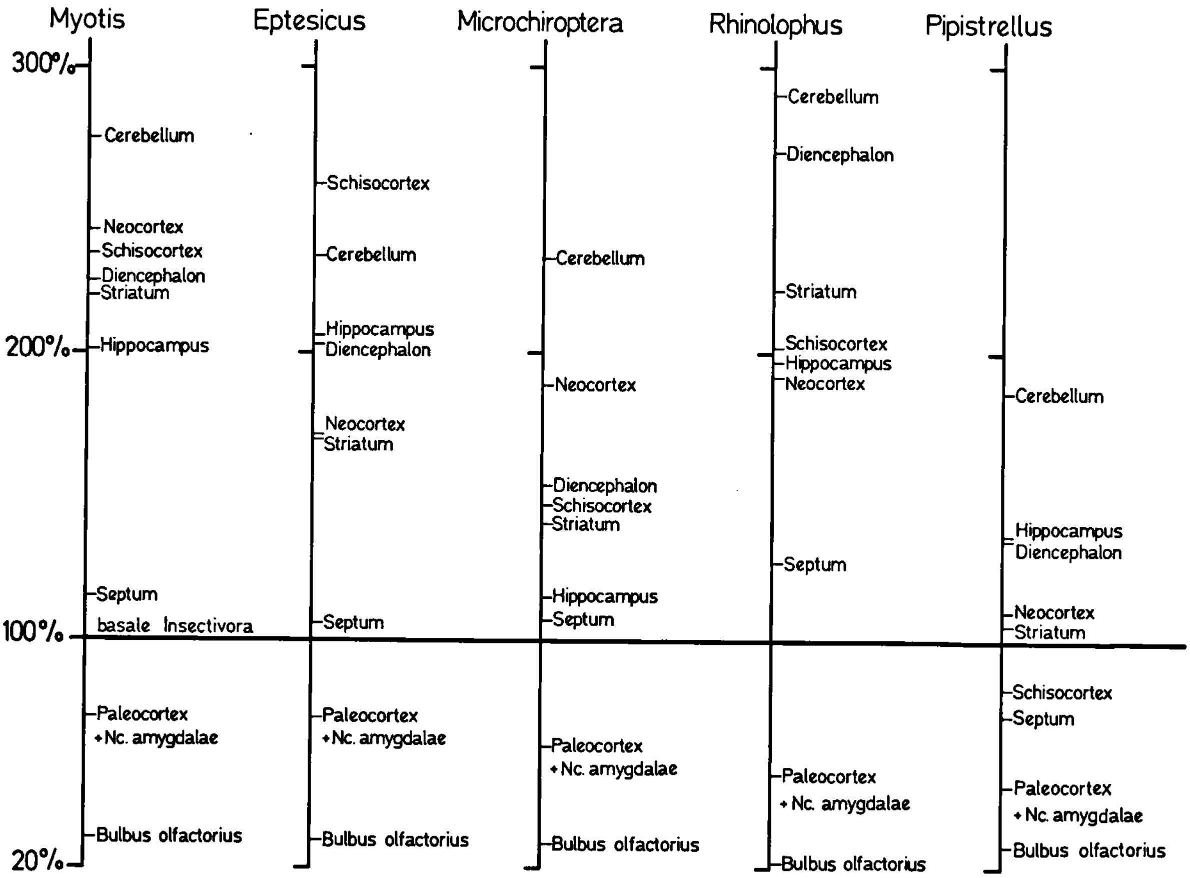


Abb. 2. Grösse der Hirnstrukturen von *Myotis* (Durchschnitt 7 Arten), *Eptesicus* (Durchschnitt 2 Arten), *Rhinolophus* (Durchschnitt 2 Arten) und *Pipistrellus pipistellus* im Vergleich zu homologen Strukturen der gleich grossen „basalen Insektivora". Die Werte für „Microchiroptera" wurden aus Stephan & Pirlot entnommen und bezeichnen die Durchschnittswerte der insektenfressenden Fledermäuse.

gegen die Neocorticalisation der Art *Pipistrellus pipistrellus* (110 %). Im Einklang mit den Ergebnissen von Stephan & Pirlot (in Druck) ist die Reduktion der Riechzentren (Bulbus olfactorius und Paleocortex mit Nc. amygdalae) und das relativ sehr grosse Cerebellum. Während die Reduktion der olfactorischen Zentren offensichtlich mit der nichtolfactorischen Nahrungsuche zusammenhängt, kann die hohe Entwicklung des Cerebellums mit der sehr komplizierten Flugaktivität der Fledermäuse in Einklang gebracht werden.

Über die Deutung der Grösse von anderen Strukturen lassen sich auf Grund unseres Materials noch keine endgültigen Schlussfolgerungen ziehen. Interessant ist nur die hohe Schizocortexbeteiligung am Gehirn der Gattung *Eptesicus* und die Zusammensetzung des Gehirns von *Pipistrellus pipistrellus,* die ausser dem Cerebellum sehr nahe den "basalen Insektivoren" steht. Ob es sich in diesem Falle um einen Körpergrösseneinfluss oder um Ausdruck einer Primitivität handelt, ist nur schwer zu beurteilen.

Um den Körpergrösseneinfluss auf die Einzelstrukturen des Gehirns auszuschliessen, haben wir auch nach einer anderen Bezugsbasis gesucht, die, wie wir glauben, im Hirnstamm gefunden wurde. Unter Hirnstamm haben wir die Strukturen des Rhombencephalons ohne Cerebellum und des Mesencephalons ohne Tectum zusammengefasst und dem Telencephalon gegenüber gestellt. Dies ist nicht nur mit dem funktionellen Zusammenhang sondern auch mit den Vorstellungen über genetische Herkunft des Hirnstammes und des Telencephalons im Einklang (Starck, 1965).

Zuerst wurde geprüft, wie sich das Endhirn zum Gesammthirn verhält. Die Abb. 3 belehrt, dass eine sehr enge Korrelation herrscht, die Ausdruck in einer Isometrie gefunden hat. Isometrie wurde von uns auch postnatal bei *Myotis myotis* gefunden (Sigmund, 1964). Auch bei anderen Säugern, wie Ratte, Katze, Haushund und Mensch (et Röhrs, 1959) herrscht postnatal isometrie. Wie angenommen wird (Dinnendahl & Kramer, 1957; Stephan, 1966 und Andy & Stephan, 1966) signalisiert enge Grössenkorrelation einen funktionellen Zusammenhang.

Das was für das Endhirn gefunden wurde gilt nicht für den Hirnstamm, der wie Abb. 4 darstellt sich im Vergleich zur Hirngrösse intergenerisch aufspaltet. Durchschnittlich haben die im Gesamthirn gleich grossen Vertreter der Gattung *Rhinolophus* einen um 26% grösseren Hirnstamm als die gleich grossen Vertreter der Gattung *Myotis.* Die Gattung *Eptesicus* nimmt eine intermediäre Stellung ein, während die Art *Pipistrellus pipistrellus* im Bereich der Gattung *Myotis* liegt. Die Abb. 5 bestätigt die generische Spaltung auch für das Endhirn. Sie hat nur eine gegenge-

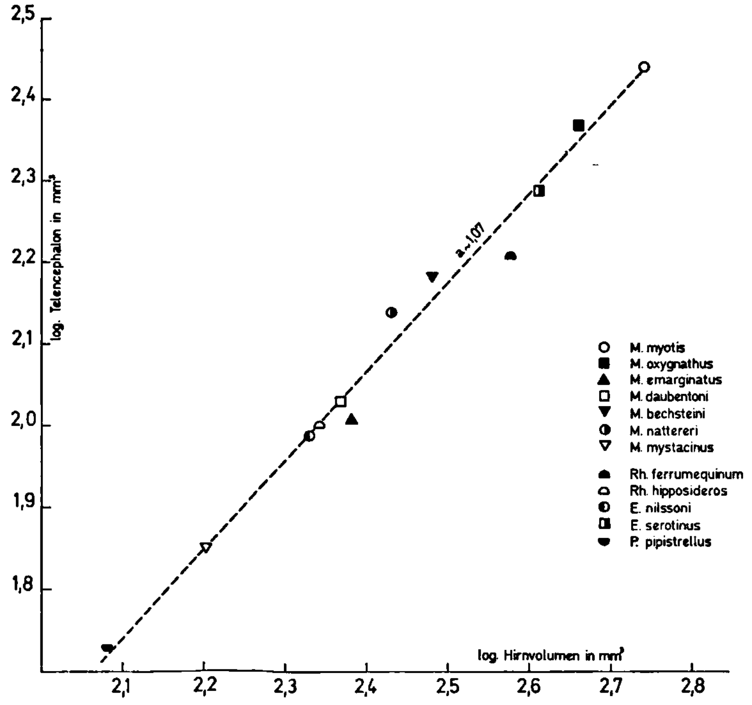


Abb. 3. Interspezifische Allometrie der Telencephalongrösse als Funktion des Hirnvolumens. Doppeltlogarithmische Darstellung.

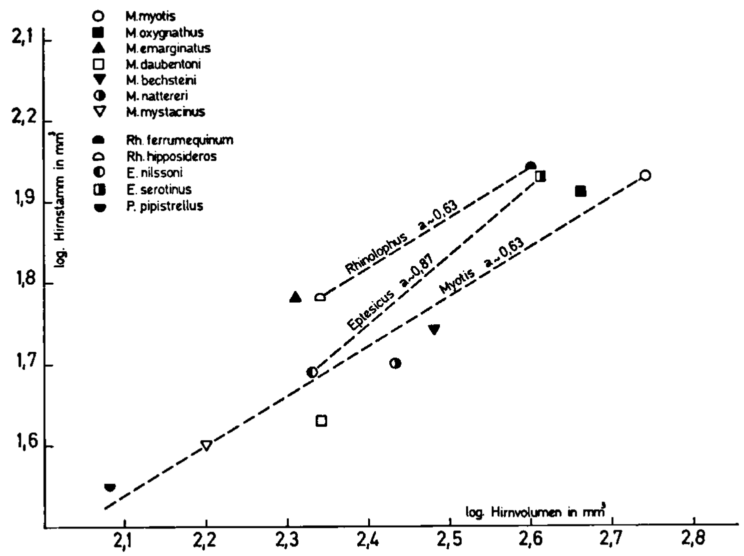


Abb. 4. Intergenerische Allometrie der Hirnstammgrösse als Funktion des Hirnvolumens. Doppeltlogarithmische Darstellung.

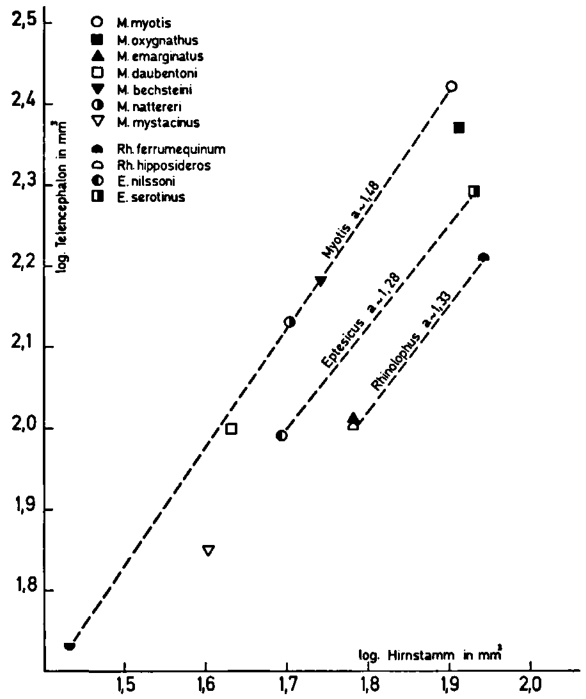


Abb. 5. Intergenerische Allometrie der Telencephalongrösse als Funktion der Hirnstammgrösse. Doppeltlogarithmische Darstellung.

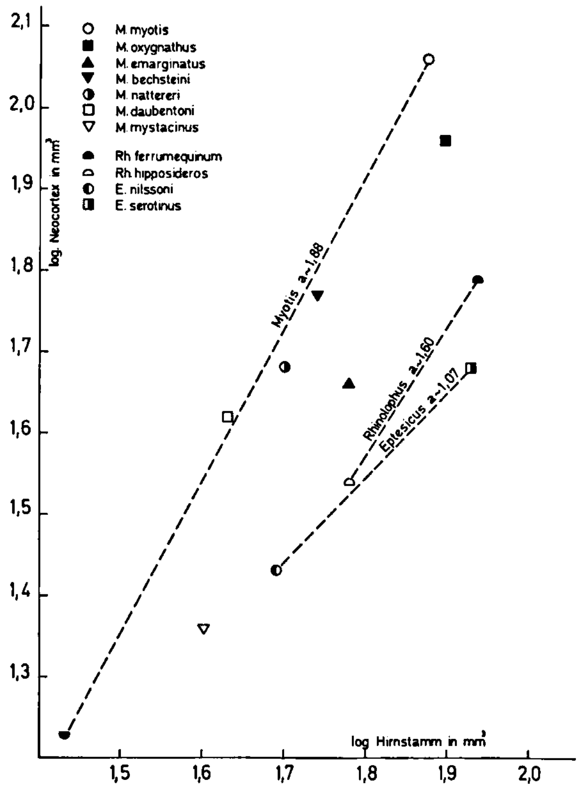


Abb. 6. Intergenerische Allometrie der Neocortexgrösse als Funktion der Hirnstammgrösse. Doppeltlogarithmische Darstellung.

richtete Tendenz, die intergenerisch noch mehr ausgeprägt ist. Das Endhirn der Gattung *Myotis* ist im Vergleich zum Hirnstamm um 74 % grösser, als das Endhirn der im Hirnstamm gleich grossen Vertreter der Gattung *Rhinolophus*. Die Gattung *Eptesicus* nimmt wieder eine intermediäre Stellung ein. Es ist noch zu beachten, dass innerhalb der aufgestellten Grössenreihe eine progressive Telencephalisation herrscht, die offensichtlich grössenabhängig ist und dass die Gattung *Pipistrellus* im Bereich der Gattung *Myotis* liegt.

Noch ausgeprägter ist die grössenbedingte Neocorticalisation in der aufsteigenden *Myotis*-Reihe (Abb. 6). Sie belehrt, dass sich der Neocortex als höchst entwickeltes Integrationszentrum fast mit der 2. Potenz des Hirnstammes vergrössert. Ausserdem ist aus der Abb. 6 zu entnehmen, dass die im Hirnstamm gleich grossen Vertreter der Gattung *Myotis* einen bedeutend grösseren Neocortex besitzen, als die im Hirnstamm gleich grossen Vertreter der Gattung *Rhinolophus*. Überraschend ist die niedrige Neocorticalisation der Gattung *Eptesicus*, die noch unter dem Wert der Gattung *Rhinolophus* liegt. Diese Ergebnisse stimmen auch mit den Ergebnissen von der Abb. 2 überein, die nach der Methode von Stephan & Pirlot (in Druck) konstruiert wurde.

C. ZUSAMMENFASSUNG

Die Hirnanalyse der untersuchten Hirnstrukturen von 12 einheimischen Fledermausarten hat gezeigt, dass die Microchiroptera im Hirnbau nicht einheitlich sind. Es lassen sich deutlich die Vertreter der Gattung *Myotis*, von den Vertretern der Gattung *Rhinolophus* und *Eptesicus* unterscheiden. Die Gattung *Pipistrellus* nimmt als kleinste Art eine Sonderstellung ein. Sie besitzt ein Gehirn, das sich am wenigsten vom Gehirn der "basalen Insektivora" entfernt hat. Ob dies Ausdruck einer Primitivität oder als Ergebnis des Grösseneinflusses aufzufassen ist, ist noch zu entscheiden. Nach Grösse des Neocortex steht an der Basis der Rangskala die Gattung *Pipistrellus*. Es folgen die Gattungen *Eptesicus*, *Rhinolophus* und *Myotis*.

Das reduzierte Riechsystem und das überproportional entwickelte Cerebellum stehen im Einklang mit der Lebensweise der Fledermäuse und können als Spezialisationsmerkmale aufgefasst werden. Diese Ergebnisse stimmen auch mit den Ergebnissen von Stephan & Pirlot (in Druck) überein.

D. LITERATURVERZEICHNISS

ANDY, O. J. & H. STEPHAN, 1966. Phylogeny of the primate septum telencephali. In: R. HASSLER & H. STEPHAN (eds.), Evolution of the forebrain: 389—399. (Thieme, Stuttgart).

DINNENDAHL, L. & G. KRAMER, 1957. Über grössenabhängige Änderungen von Körperproportionen bei Möwen. J. Ornithol., **98**: 282—312.

EISENTRAUT, M., 1956. Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen. (Fischer, Jena).

KRZANOWSKI, A., 1961. Weight dynamics of bats wintering in the cave at Pulawy (Poland). Acta theriologica, **4** (13): 249—264.

RÖHRS, M., 1959. Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. wiss. Zool., **162**: 1—95.

SIGMUND, L., 1964. Relatives Wachstum und intraspezifische Allometrie der Grossmausohr (Myotis myotis Borkh.). Acta Univ. Carol. — Biologica, **1964**: 235—303.

—, 1968: Das Gehirn der Schliefer (Hyracoidea Huxley, 1869) als anatomische Grundlage für den Vergleich mit den Ungulaten. (Ein Beitrag zur quantitativen Hirnforschung). Acta Soc. zool. Bohemoslov., **32**: 262—271.

STARCK, D., 1965. Embryologie, 2. Aufl. (Thieme, Stuttgart).

STEPHAN, H., 1966. Grössenänderungen im olfaktorischen und limbischen System während der phylogenetischen Entwicklung der Primaten. In: R. HASSLER &. H. STEPHAN (eds.), Evolution of the forebrain: 377—388. (Thieme, Stuttgart).

—, 1967. Quantitative Vergleiche zur phylogenetischen Entwicklung des Gehirns der Primaten mit Hilfe von Progressionsindices. Mitt. Max-Planck-Ges., **2**: 63—86.

STEPHAN, H. & R. BAUCHOT, 1965. Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei den Halbaffen (Prosimii). Acta zool., **46**: 209—231.

STEPHAN, H. & P. PIRLOT, in Druck. Volumetric comparsions of brain structures in bats.